

异果芥的花部综合征及其繁育系统

吴雪莲 谭敦炎*

(新疆农业大学林学院 乌鲁木齐 830052)

Floral characters and breeding systems in the dimorphic annual plant *Diptychocarpus strictus* (Cruciferae)

WU Xue-Lian TAN Dun-Yan*

(College of Forestry Science, Xinjiang Agricultural University, Ürümqi 830052, China)

Abstract *Diptychocarpus strictus* is an early spring ephemeral plant mainly distributed in Junggar Basin of China. It is one of the few species of Cruciferae that has heterocarpy on the same raceme. The upper and lower flowers in a raceme develop into two kinds of siliques that differ in morphology and in manner of dehiscence. This paper deals primarily with the floral syndromes and breeding system of *D. strictus*. The results can be summarized as follows. (1) This species has two floral morphs, purple-flowered and white-flowered, and the color of flowers is stably inherited. The ratio of the two morphs within a population is close to 1:1. (2) There are significant differences between the two morphs in anther length of the longer stamens in the upper part flowers of a raceme and in length of petal and style of the lower flowers in a raceme ($P < 0.01$). Additionally, there are significant differences between the two morphs in length of outer sepals, petals, filaments of longer stamens, ovary, and style between upper and lower flowers in a raceme ($P < 0.01$). The data of morphological characters of the upper flowers in a raceme are larger than those of the lower flowers. (3) Number of pollen grains per flower in upper and lower flowers of a raceme in purple-flowered and white-flowered morphs are 7589.07 ± 976.64 and 5428.93 ± 900.45 and 7044.73 ± 557.37 and 5138.60 ± 813.48 , respectively; number of ovules per ovary, 31.83 ± 3.36 and 25.03 ± 3.72 and 32.03 ± 3.43 and 25.70 ± 2.61 , respectively; and P/O ratios, 241.31 ± 41.85 and 222.33 ± 52.51 and 222.19 ± 27.80 and 201.84 ± 37.52 , respectively. Number of pollen grains per anther is greater in the shorter stamens than they are in the longer stamens of the same flower ($P < 0.01$). Abortion rate of pollen is very low, and it differs between longer and shorter stamens ($P < 0.05$). (4) In the same raceme of the two morphs, the upper flowers have more pollen grains, higher P/O ratios, and more ovules than the lower flowers ($P < 0.01$). Also, there are significant differences between the two morphs in number of pollen grains per anther in the longer stamens of the upper flowers in a raceme ($P < 0.01$). (5) Pollen longevity and stigma receptivity barely overlap; the period of highest pollen vigor is just the same as the peak of stigma receptivity. Dynamic curves of pollen viability of the longer and the shorter stamens in the two morphs are similar. At the beginning of anther dehiscence, the pollen vigor of both longer and shorter stamens is $>90\%$. (6) Few pollinators were present during flowering, and self-pollen could germinate normally on the stigma. In the two morphs, fruit-set was 88.2%

2006-01-09 收稿, 2006-12-27 收修改稿。

基金项目: 国家自然科学基金(30460029, 90302004); 新疆高校科研计划(XJEDU2004123)(Supported by the National Natural Science Foundation of China, Grant Nos. 30460029, 90302004; and the Scientific Research Plan of Xinjiang Institutions of Higher Learning, Grant No. XJEDU2004123)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: tandunyan@163.com)。

and 85.7%, respectively, in no emasculation and bagging treatments, and 95.0% and 90.0%, respectively, under conditions of natural pollination, indicating that *D. strictus* is a facultative selfer.

Key words Cruciferae, ephemeral plant, *Diptychocarpus strictus*, floral syndromes, breeding system, sex-expression.

摘要 异果芥 *Diptychocarpus strictus* 是十字花科中为数不多的在同一花序上具有两种不同形态果实的短命植物。对其花部综合征及繁育系统的研究结果表明: (1) 具有白色花与紫红色花两种不同花色的植株, 且其花色是稳定遗传的。两种植株的比例基本上接近 1:1。 (2) 两种植株花序上、下部发育成不同形态果实的花在形态特征上存在差异, 同时不同花色植株的花在形态特征上也存在差异。 (3) 紫红色和白色花植株花序上、下部花的单花花粉量分别为 7589.07 ± 976.64 、 5428.93 ± 900.45 、 7044.73 ± 557.37 和 5138.60 ± 813.48 ; 胚珠数分别为 31.83 ± 3.36 、 25.03 ± 3.72 、 32.03 ± 3.43 和 25.70 ± 2.61 ; P/O 值分别为 241.31 ± 41.85 、 222.33 ± 52.51 、 222.19 ± 27.80 和 201.84 ± 37.52 。花粉败育率很低且两种花色植株花序上、下部花的长、短雄蕊之间的花粉败育率均差异显著 ($P < 0.05$)。同一花中短雄蕊花粉量比长雄蕊的多。 (4) 两种花色植株花序上、下部花之间的长、短雄蕊每花药花粉数、单花花粉数、胚珠数均存在极显著差异 ($P < 0.01$), 均是上部花比下部花的大。 (5) 两种植株花中长、短雄蕊花粉活力动态变化曲线相似, 花粉寿命与柱头可授期具高度的同步性, 其花粉活力最高的时期正是柱头的最佳可授期。 (6) P/O 值、套袋试验、传粉媒介观察和花粉萌发的荧光显微观察结果表明, 该物种是以自交为主、异交为辅, 具有兼性自交的繁育系统。

关键词 十字花科; 短命植物; 异果芥; 花部综合征; 繁育系统; 性表达

植物的繁育系统是指直接影响其后代遗传组成的所有有性特征 (Wyatt, 1983), 主要包括花综合特征、花各性器官的寿命、花开放式样、自交亲和程度和交配系统, 其中交配系统是核心 (郭友好, 1994; 何亚平, 刘建全, 2003)。植物的繁殖策略对居群的基因交流、遗传结构、选择性反应及物种形成具有重要的作用 (Grant, 1981; Barrett, 1998; Broadhurst & Tan, 2001)。

十字花科为公认的世界性大科, 全世界约有 3500 种。主要分布在北温带和马德雷区 (北美西部) (吴征镒等, 2003)。该科植物的生长环境十分复杂, 许多属在干旱沙漠或干寒高山作后期分化, 且有较多的一年生短命植物 (吴征镒等, 2003), 从而造成其繁育系统复杂多样, 主要表现在花的颜色 (Stanton et al., 1986; Young & Stanton, 1990)、雄蕊数目 (Bowman et al., 1999) 及交配方式 (Hurka et al., 1976; Becker et al., 1992; Cruden & McClain, 1996) 等方面。因此, 对十字花科植物繁育特性的研究将对探讨该科植物的系统与演化具有重要的价值。

异果芥 *Diptychocarpus strictus* (Fisch. ex M. Bieb.) Trautv. 是十字花科异果芥属 *Diptychocarpus* Trautv. 惟的一个种, 分布于前苏联的高加索及中亚的巴尔干等地区、欧洲东南部、伊朗、阿富汗、巴基斯坦西部及亚洲中部 (Bush, 1939; 周太炎等, 1987; 安争夕, 周桂玲, 1995)。在我国, 该种植物仅分布于新疆北部, 是准噶尔荒漠中常见的早春短命植物 (毛祖美, 张佃民, 1994)。从形态及生长发育特点看, 该植物具有两种花色不同的植株, 且其生活周期仅为 70 天左右; 同时在其同一花序上存在着两种形态及开裂方式完全不同的果实, 是十字花科中为数不多的具有异形果实 (heterocarpy) 的种之一, 在研究该科植物繁育系统的复杂性等方面具有重要的价值。为此, 本文重点对其繁育特性进行了详细的观测, 旨在探讨: (1) 两种花色植株的花色是否稳定遗传; (2) 两种花色植株的同一

花序上产生异形果实的上、下部花的花部形态特征是否存在差异; (3)两种花色植株同一花序上产生异形果实的上、下部花的花部性表达是否存在差异及该物种的交配方式。

1 材料和方法

1.1 研究材料和观测地点

异果芥为准噶尔荒漠中典型的一年生早春短命植物。该物种具有如下特点: 种子萌发对策多样, 具春、秋季萌发现象, 萌发形成的植株具有白色花和紫红色花两种类型, 且春季萌发的植株生长发育快, 生活周期仅为70天左右; 两种花色植株的同一花序上均能形成两种形态及开裂方式不同的长角果, 其中花序上部的果实扁平, 背腹压扁, 开裂; 下部果近圆柱形, 不开裂。为了便于观察和统计分析, 在本文中仅以春季萌发的植株作为观察对象, 并根据在野外及临时样地中前期定位观察的结果, 分别将其花序中发育成上部果实和下部果实的花称为上部花和下部花。

实验观察在新疆农业大学实验农场短命植物资源圃的临时样地中进行。该农场位于新疆乌鲁木齐市西郊, 北纬 $43^{\circ}48'$, 东经 $87^{\circ}34'$, 属于准噶尔盆地南缘的天山前山带冲积扇平原, 为典型的荒漠气候。实验地环境开阔, 土壤为细砾质灰棕荒漠土。

1.2 观测方法

1.2.1 不同花色植株花色遗传稳定性的观察

2002年5月底至6月初, 从新疆奎屯市南郊荒漠上分别收集异果芥两种花色植株的种子, 并于2002年8月10日采用撒播的方式, 在实验地将种子分开播种, 整个生长过程模拟自然条件。于2003–2005年的每年4–5月对两种花色植株每代所结种子萌发后植株的花色情况及两种花色植株的比例进行了观察与统计, 以确定两种植株的花色是否具有遗传稳定性。

1.2.2 花部形态观察

由于异果芥两种花色植株每花序的下部2–3朵花与上部5–8朵花所发育成的果实形态不同, 因此在盛花期, 分别在大小基本一致的30个紫红色花和白色花植株的相同部位上选取一个花序, 在每花序的基部和上部取下部花和上部花各1朵, 置体式解剖镜下观测并统计花各部分形态特征。

1.2.3 花部性表达特征观测

1.2.3.1 花粉量及花粉数/胚珠数(P/O值)的测定 参考Preston (1986)与Cruden和McClain (1996)的方法。在盛花期, 分别在大小基本一致的30个紫红色花和白色花植株的相同部位上选取一个花序, 每花序标记上部花和下部花各1朵。在花药开裂前, 分别取其长、短雄蕊的花药置于不同载玻片上压片, 在光学显微镜下统计一个长雄蕊花药中的花粉数 N 和一个短雄蕊花药中的花粉数 n , 每朵花的花粉数为 $N \times 4 + n \times 2$ 。在测花粉量的同时, 将每朵花的子房直接在载玻片上压开, 统计其胚珠数。P/O值=单花花粉数/单花胚珠数。

1.2.3.2 花粉可育/败育率测定 参考陈家瑞(1991)的孢粉染色法。在盛花期, 分别在大小基本一致的30个紫红色花和白色花植株的相同部位上选取一个花序, 每花序标记上部花和下部花各1朵。分别取其长、短雄蕊的花粉置于不同载玻片上, 加一滴孔雀绿-酸性

品红-橘红G染液, 盖上盖玻片, 在Olympus BH-2型光学显微镜下随机选取5个视野, 分别数其可育和败育的花粉数: 可育花粉壁绿色, 原生质红色; 败育花粉无原生质, 只有花粉壁染上绿色。败育率=败育花粉数/观测花粉总数 $\times 100\%$ 。

1.2.3.3 花粉活力的测定 参照Dafni (1992)的实验方法, 用TTC法测定花粉活力。在盛花期, 分别在大小基本一致的10个紫红色花和白色花植株的相同部位上选取一个花序, 每花序上各取1朵花, 自长、短雄蕊花药开裂时起每隔1 h分别取其花粉置于不同载玻片上, 用TTC染液进行染色, 在40 ℃的温箱中放置15–30 min后, 置光学显微镜下观察。被染成红色(活力较强)和淡红色(活力较弱)为有活力花粉, 无色的则为无活力的花粉。有活力花粉的比率=(红色花粉数+淡红色花粉数)/观察花粉总数 $\times 100\%$ 。

1.2.3.4 柱头可授性测定 参照Dafni (1992)的实验方法, 用联苯胺-过氧化氢法测定柱头可授性。在盛花期, 随机标记发育阶段一致的花, 开花后每隔1 h取10朵花的花柱, 将其浸入含有联苯胺+过氧化氢反应液(联苯胺:过氧化氢:水=4:11:22(体积比))的凹面载玻片中, 若柱头具可授性, 则柱头周围呈现蓝色并有大量气泡出现。

1.2.4 繁育系统的检测

为了判断该物种的交配方式, 特进行了如下处理:

1.2.4.1 套袋试验 异果芥的花小, 去雄困难。试验时, 在两种植株上随机标记大小一致的花序40个, 在每花序的相同部位选取3朵花, 并进行如下处理: (1)对照: 不去雄、不套袋、开放式传粉, 统计自然条件下的传粉结实情况; (2)不去雄套袋: 不去雄, 在开花前用羊皮纸袋套袋, 统计其自花传粉的结实情况。

1.2.4.2 传粉媒介观测 随机标记两种花色植株各30株, 在盛花期连续3天对访花昆虫及其拜访时间和访花频率进行观察。

1.2.4.3 自花传粉的荧光显微观察 于开花前在不同植株上随机标记10朵未开放的花进行套袋, 在盛花期取所标记已授粉的花用FAA固定液固定, 随后将其柱头取下, 在1 mol/L的NaOH溶液中放置15 min后转放入0.1%的苯胺蓝溶液中染色30 min以上, 压片, 置Olympus BH-2型荧光显微镜下观察其自花花粉在柱头上的萌发及花粉管生长情况。

1.3 数据分析

利用SPSS11.5统计分析软件对数据进行处理分析, 以检验变量之间是否存在差异, 并用Excel软件进行绘图。

2 结果和分析

2.1 不同花色植株的花色遗传稳定性

2003–2005年连续3代的观察显示: 异果芥白色花植株每代所结种子萌发后植株所开的花全为白色花, 而紫红色花植株每代所结种子萌发后植株所开的花全为紫红色。两种花色植株每代所结种子萌发后植株的表现情况见表1。

在所观察的异果芥植株中, 两种花色植株的花色每代都是稳定遗传的, 而且白色花植株与紫红色花植株之间的比值在年际间波动较小, G检验(Goodness-of-fit test)值均小于3.8, 表明两种花色个体比例与预期值1:1没有显著差异(表1)。

表1 异果芥两种花色植株的数目及比例
Table 1 The number of the white-flowered morph and the purple-flowered morph of *Diptychocarpus strictus*, and their ratios

年份 Year	观察植株总数 Total number of plants observed	白色花植株数 Number of the white-flowered morph	紫红色花植株数 Number of the purple-flowered morph	白色花植株/紫红色花植株 Ratio of the white-flowered morph/ the purple-flowered morph	G检验值 Value of G-test
2003	253	114	139	0.82:1	2.47
2004	244	128	116	1.10:1	0.59
2005	303	147	156	0.94:1	0.28

2.2 花部形态特征

异果芥花序总状，小花萼片4枚，长圆形，分离，绿色，疏生糙毛，排成2轮，外轮窄于内轮，长圆状披针形，内轮长圆状条形。花瓣4，倒披针形，分离，十字形排列，呈白色或紫红色，但同一植株上的所有花仅有一种颜色的花瓣，从而形成了白色花和紫红色花两种植株。雄蕊6枚，排成2轮，内轮4枚，花丝较长，外轮2枚，花丝较短，为“四强雄蕊”。雌蕊子房2室，具假隔膜，侧膜胎座，胚珠多数，花柱短，柱头近两裂。异果芥两种花色植株的花部形态参数统计结果见表2。

由表2可以看出：在紫红色花和白色花植株之间，花序上部花在长雄蕊花药长上存在极显著差异，而花序下部花在花瓣长和花柱长上存在极显著差异。

紫红色花植株花序上、下部花之间在外轮萼片长、花瓣长、长雄蕊花丝长、短雄蕊花药长、子房长、花柱长上均存在极显著差异。白色花植株花序上、下部花之间在外轮萼片长、花瓣长、长雄蕊花丝长、子房长、花柱长上均存在极显著差异，均是上部花的比下部花的长。这说明发育成不同形态果实的单花花部形态特征也存在差异。

2.3 性表达(sex-expression)特征

2.3.1 单花花粉量及P/O值

异果芥两种花色植株单花花粉量与P/O值观察结果见表3。紫红色和白色花植株花序上、下部花的单花花粉量分别为7589.07±976.64、5428.93±900.45、7044.73±557.37和5138.60±813.48；胚珠数分别为31.83±3.36、25.03±3.72、32.03±3.43和25.70±2.61；P/O值分别为241.31±41.85、222.33±52.51、222.19±27.80和201.84±37.52。在紫红色花和白色花植株之间，花序上部花长雄蕊每花药花粉数存在极显著差异。

异果芥两种花色植株花序上、下部花之间的长、短雄蕊每花药花粉数、单花花粉数、胚珠数均存在极显著差异，均是上部花比下部花的大。白色花植株花序上、下部花之间的P/O值差异显著。两种植株花序上、下部花均是短雄蕊花粉量比长雄蕊花粉量大，且差异显著(表3)。

2.3.2 花粉败育率

两种花色植株长、短雄蕊花粉败育率见表4。异果芥的花粉败育率很低。单因素方差分析表明，两种花色植株花序上、下部花之间的长、短雄蕊花粉败育率无显著差异，且不同花色植株间也无显著差异，但两种花色植株花序上、下部花的长、短雄蕊之间的花粉败育率均差异显著，均是短雄蕊的比长雄蕊的高。

表2 异果芥两种花色植株花部数量特征的统计分析(单位: cm) (mean±sd, n=30)
Table 2 Statistical analysis of floral quantitative characters in the two floral morphs of *Diptychocarpus strictus* (mean±sd, n=30)

植株类型 Morph	花 在 花 序 上 的 位 置 Position of flowers in a raceme	外轮萼片 Outer sepal		内轮萼片 Inner sepal		花 瓣 Petal		长雄蕊 Longer stamen		短雄蕊 Shorter stamen		雌蕊 Pistil	
		长 Length	宽 Width	长 Length	宽 Width	长 Length	宽 Width	花丝长 Length of filament	花药长 Length of anther	花丝长 Length of filament	花药长 Length of anther	子房长 Length of ovary	花柱长 Length of style
紫红色 花植株 Purple- flowered morph	上部花 Upper flowers	0.56±0.03	0.12±0.02	0.51±0.04	0.17±0.02	0.99±0.07	0.12±0.01	0.59±0.03	0.07±0.01	0.50±0.03	0.10±0.01	0.45±0.07	0.06±0.02
	下部花 Lower flowers	0.51±0.04	0.12±0.02	0.43±0.03	0.14±0.01	0.83±0.06	0.12±0.02	0.55±0.03	0.06±0.02	0.47±0.03	0.07±0.02	0.40±0.06	0.13±0.03
F^1		69.62**	3.39	29.45**	0.62	100.89**	4.80*	28.64**	6.92*	6.55*	40.19**	38.07**	117.48**
白色花 植株 White- flowered morph	上部花 Upper flowers	0.55±0.03	0.11±0.01	0.52±0.04	0.14±0.01	0.98±0.04	0.12±0.01	0.61±0.03	0.06±0.02	0.54±0.04	0.09±0.01	0.54±0.05	0.06±0.02
	下部花 Lower flowers	0.52±0.04	0.11±0.02	0.48±0.03	0.15±0.03	0.85±0.08	0.12±0.02	0.58±0.03	0.07±0.01	0.47±0.03	0.09±0.01	0.42±0.03	0.09±0.02
F^2		83.26**	0.82	8.13*	0.23	29.07**	2.56	17.36**	0.92	2.11	8.42*	103.86**	52.39**
F^3		0.55	1.58	2.22	14.57**	0.58	21.55**	4.97*	40.73**	8.61**	0.58	5.40*	1.04
F^4		2.84	4.37*	29.89**	0	22.57**	87.60**	15.14**	0.02	0.06	17.83**	3.4	33.85**

* 表示变量间在0.05的水平上存在差异；**表示变量间在0.01的水平上存在差异。 F^1 、 F^2 、 F^3 、 F^4 分别表示紫红色花植株花序上、下部花之间比较的方差值，白色花植株花序上、下部花之间比较的方差值，紫红色花与白色花植株花序上部花之间比较的方差值和紫红色花与白色花植株花序下部花之间比较的方差值。
* Significantly different at the 0.05 level; ** Significantly different at the 0.01 level. F^1 is F value between the upper and the lower flowers in the purple-flowered morph; F^2 is F value between the upper and the lower flowers in the white-flowered morph; F^3 is F value in the upper flowers of a raceme between the purple-flowered morph and the white-flowered morph; F^4 is F value in the lower flowers of a raceme between the purple-flowered morph and the white-flowered morph.

表3 异果芥两种花色植株的花粉数和P/O值统计分析(mean±sd, n=30)
Table 3 Statistical analysis of pollen numbers and P/O values in the two floral morphs of *Diptychocarpus strictus* (mean±sd, n=30)

植株类型 Morph	花在花序上的位置 Position of flowers in a raceme	每花药花粉数(粒) Number of pollen per anther		每朵花的 花粉 数(粒) Number of pollen per flower	每朵花胚 珠数(个) Number of ovules per flower	花粉与 胚珠比 (P/O值) P/O value	F^5	P
		长雄蕊 Longer stamen	短雄蕊 Shorter stamen					
紫红色花植株 Purple- flowered morph F^1	上部花 Upper flowers	1220.30± 149.20	1353.93± 198.67	7589.07± 976.64	31.83± 3.36	241.31± 41.85	8.68*	0.01
	下部花 Lower flowers	869.03± 167.22	968.40± 169.55	5428.93± 900.45	25.03± 3.72	222.33± 52.51	5.22*	0.03
		73.71**	65.37**	79.33**	55.17**	2.4		
白色花植株 White- flowered morph F^2 F^3 F^4	上部花 Upper flowers	1091.63± 108.20	1339.10± 148.89	7044.73± 557.37	32.03± 3.43	222.19± 27.80	54.23 **	0.00
	下部花 Lower flowers	820.83± 145.36	927.63± 149.98	5138.60± 813.48	25.70± 2.61	201.84± 37.52	7.84*	0.01
		67.00**	113.72**	112.09**	64.71**	5.70*		
		14.62**	0.11	7.03*	0.05	4.34*		
		1.42	0.97	1.72	0.65	3.02		

*表示变量间在0.05的水平上存在差异; **表示变量间在0.01的水平上存在差异。 F^1 、 F^2 、 F^3 、 F^4 、 F^5 分别表示紫红色花植株花序上、下部花之间比较的方差值; 白色花植株花序上、下部花之间比较的方差值; 紫红色花与白色花植株花序的上部花之间比较的方差值; 紫红色花与白色花植株花序的下部花之间比较的方差值以及长短雄蕊之间比较的方差值。
* Significantly different at the 0.05 level; ** Significantly different at the 0.01 level. F^1 is F value between the upper and the lower flowers in a raceme of the purple-flowered morph; F^2 is F value between upper and lower flowers in a raceme of the white-flowered morph; F^3 is F value between the purple-flowered morph and the white-flowered morph in the upper flowers of a raceme; F^4 is F value between the purple-flowered morph and the white-flowered morph in the lower flowers of a raceme; F^5 is F value between longer and shorter stamens.

2.3.3 花粉活力与柱头可授性

2.3.3.1 花粉活力 异果芥两种花色植株单花开放时间一般在24 h左右。花开放时短雄蕊花药开裂时间均比长雄蕊的花药滞后约1 h。两种花色植株花药开裂后花粉活力的动态变化情况见图1。两种植株花中长、短雄蕊花粉活力动态变化曲线相似。花药刚开裂时长、短雄蕊的花粉活力最高, 达90%以上, 此后1–3 h内花粉活力均维持在较高水平, 3 h后花粉活力急剧下降, 至5 h时两种植株花中长、短雄蕊的花粉活力均降至20%以下。

2.3.3.2 柱头可授性 异果芥柱头可授性的检测结果见表5。两种花色植株的柱头可授性在花发育的各个阶段均表现一致。在花展开后4 h以内, 两种植株柱头的可授性均表现较强, 最佳可授性集中在开花后2–3 h, 在开花后4–5 h可授性逐渐减弱, 至开花后6 h花瓣闭合时, 两种花色花的柱头均丧失可授性。结合图1和表5可看出, 异果芥两种花色植株的花粉寿命与柱头可授期具有高度的同步性, 其花粉活力最高的时期正是柱头的最佳可授期。

2.4 繁育系统的观测

2.4.1 套袋试验

在果熟期, 对两种花色植株不去雄套袋和开放式传粉的结实情况统计结果见表6。

表4 异果芥两种花色植株的花粉败育率(mean±sd, n=30)

Table 4 Abortion rate of pollen in the two floral morphs of <i>Diptychocarpus strictus</i> (mean±sd, n=30)					
植株类型 Morph	花在花序上的位置 Position of flowers in a raceme	花粉败育率 Abortion rate of pollen(%)		<i>F</i> ⁵	<i>P</i>
		长雄蕊 Longer stamen	短雄蕊 Shorter stamen		
紫红色花植株 Purple-flowered morph	上部花 Upper flowers	1.03±0.89	1.73±1.05	7.77*	0.01
	下部花 Lower flowers	1.20±1.07	2.02±1.84	4.42*	0.04
	<i>F</i> ¹	0.43	0.54		
<i>P</i>		0.51	0.47		
白色花植株 White-flowered morph	上部花 Upper flowers	1.04±0.82	2.06±1.84	7.69*	0.01
	下部花 Lower flowers	1.25±1.10	1.93±1.18	5.30*	0.03
	<i>F</i> ²	0.72	0.10		
<i>P</i>		0.40	0.75		
<i>F</i> ³		0.00	0.70		
<i>P</i>		0.98	0.40		
<i>F</i> ⁴		0.03	0.05		
<i>P</i>		0.86	0.83		

*表示变量间在0.05的水平上存在差异。 F^1 、 F^2 、 F^3 、 F^4 、 F^5 分别表示紫红色花植株花序上、下部花之间比较的方差值; 白色花植株花序上、下部花之间比较的方差值; 紫红色花与白色花植株花序上部花之间比较的方差值; 紫红色花与白色花植株花序下部花之间比较的方差值以及长短雄蕊之间比较的方差值。
*Significantly different at the 0.05 level. F^1 is F value between the upper and the lower flowers in a raceme of the purple-flowered morph; F^2 is F value between upper and lower flowers in a raceme of the white-flowered morph; F^3 is F value between the purple-flowered morph and the white-flowered morph in the upper flowers of a raceme; F^4 is F value between the purple-flowered morph and the white-flowered morph in the lower flowers of a raceme; F^5 is F value between longer and shorter stamens.

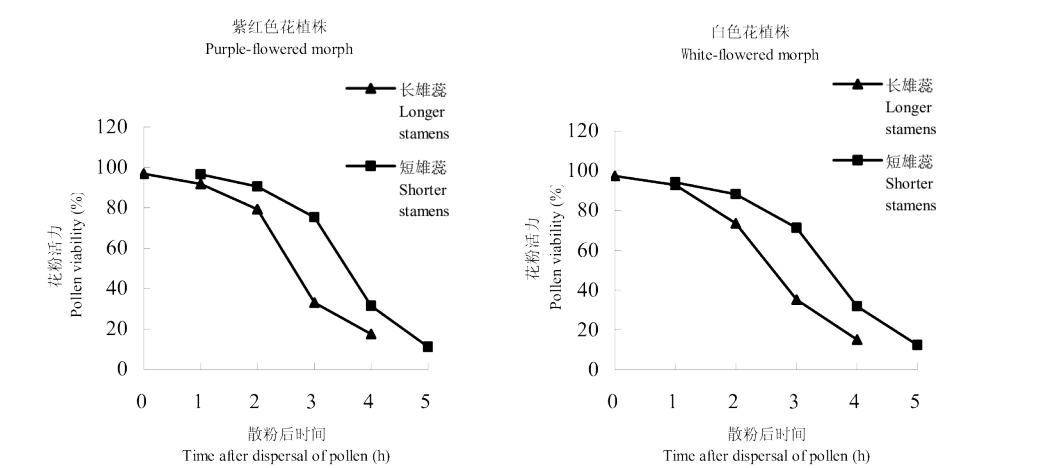


图1 异果芥两种花色植株的花粉活力动态变化曲线
Fig. 1. Dynamic curves of pollen viability in the two floral morphs of *Diptychocarpus strictus*.

表5 异果芥两种花色植株柱头可授性检测结果
Table 5 Test for stigma receptivity in the two floral morphs of *Diptychocarpus strictus*

开花后时间 The time after flowering (h)	花开放状态 The flowering condition	紫红色花植株 Purple-flowered morph	白色花植株 White-flowered morph
0	花瓣刚展开 Petal just spreading	+	+
1	长雄蕊花药开裂 Anther dehiscing of longer stamens	++	++
2	短雄蕊花药开裂 Anther dehiscing of shorter stamens	+++	+++
3	短雄蕊花药开裂后1 h 1 h after anther dehiscing of shorter stamens	+++	+++
4	短雄蕊花药开裂后2 h 2 h after anther dehiscing of shorter stamens	++/-	++/-
5	柱头伸出花冠 Stigma exerted out of corolla	+/-	+/-
6	花瓣闭合 Petals closed	-	-

+ 示柱头具可授性; ++ 示柱头可授性较强; +++ 示柱头可授性极强; ++/- 示大部分柱头具可授性, 少部分不具可授性; +/- 示部分柱头具可授性, 部分不具可授性; - 示柱头不具可授性。
+ indicates stigmas have receptivity; ++ indicates stigmas have higher receptivity; +++ indicates stigmas have the highest receptivity; ++/- indicates most of stigmas have high receptivity, while some have no receptivity; +/- indicates some stigmas have receptivity, while some have no receptivity, - indicates no stigma receptivity.

表6 异果芥两种花色植株不同处理下的结实率
Table 6 Fruit-set in the two floral morphs of *Diptychocarpus strictus* under different treatments

植株类型 Morph	结实率Fruit-set		F ²	P
	不去雄套袋 Covered with bag selfed	对照 Control		
紫红色花植株 Purple-flowered morph	0.88±0.56	0.95±0.50	1.68	0.20
白色花植株 White-flowered morph	0.86±0.62	0.90±0.43	0.02	0.89
F ¹	0.00	1.27		
P	0.95	0.27		

F¹和F²分别表示紫红色花和白色花植株之间比较的方差值; 不去雄套袋和对照之间比较的方差值。
F¹ is F value between the purple-flowered morph and the white-flowered morph; F² is F value between covered with bag selfed and control.

由表6可知, 异果芥两种花色植株在两种处理中的结实率均较高, 且对照的结实率略高于不去雄套袋的, 这可能是昆虫传粉的作用。但统计分析显示, 两种处理间结实率差异不显著, 且两种花色植株之间差异也不显著。

2.4.2 传粉媒介观察

2005年4月23–25日, 对异果芥两种花色植株盛花期的传粉情况观察表明: 传粉昆虫极少; 访花受气温和开花数目的影响很大, 连续3天中, 只有4月24日访花者相对较多, 且集中在13:00–16:00之间; 单花拜访持续时间最短仅有2 s, 最长的也只有10 s, 且每次只访问植株上的1–2朵花。图2示4月24日13:00–16:00之间访花昆虫的访花次数统计结果。由图2知, 在所观察的时间段内, 访花昆虫的访花高峰在两种植株中均出现在14:20左右; 昆虫对紫红色花植株花的访问次数略大于白色花植株的。

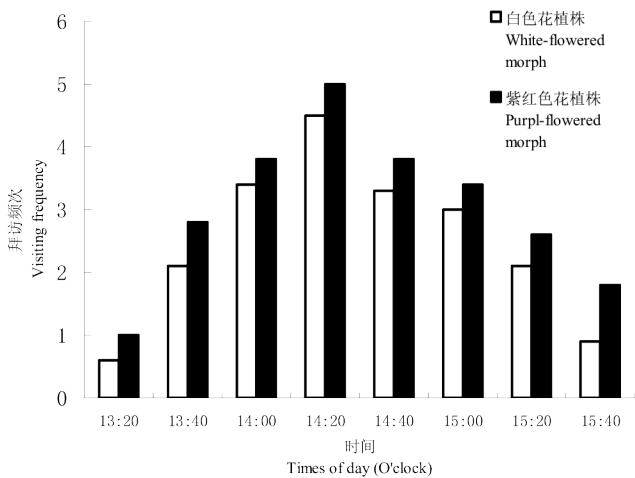


图2 昆虫访花频次图
Fig. 2. The visiting frequency dynamics of insect pollinators.

2.4.3 荧光显微观察

荧光显微观察结果显示: 异果芥套袋花的自花花粉落在柱头上后, 均可见到花粉萌发及花粉管生长,说明其是自交亲合的。

以上3种处理的观察结果表明: 异果芥的交配方式应是以自交为主、异交为辅, 即兼性自交的繁育系统。

3 讨论

3.1 花色及其遗传稳定性

Bush (1939)和周太炎等(1987)记载异果芥植株的花色为紫红色, Hedge和Rechinger (1968)认为其花瓣先为白色后渐变为紫红色(*Petala alba demum violacea*), Zhou等(2001)记载其为白色或紫红色, 而安争夕和周桂玲(1995)认为该种植物的花色为白色。本文通过连续3年的栽培观察发现, 该物种同时存在紫红色和白色两种花色的植株, 且两种花色植株的花色是稳定遗传的, 两种花色植株的数量比在年际间波动较小, 基本上接近1:1(表1)。该性状与上述文献中的记载有较大出入, 因此应予以补充或修改。

3.2 花部形态的多样性

花多态性一般指花形态的多态性, 即在花设计和花诱物上存在差异(Jones & Reithel, 2001)。花形态上的变化能直接影响植物交配系统的各个组成部分, 如传粉者的访花行为、自花异花传粉的程度以及雄性或雌性繁殖适合度(Sobrevila et al., 1989)。在传粉过程中, 花最主要的诱物包括颜色、大小、形状和气味, 其中花色的惟一目的就是吸引传粉者(张大勇, 2004)。如在*Ipomoea imperati* (Vahl) Griseb. (旋花科)中, 花的颜色较为复杂, 比起白色花, 颜色明亮的花对传粉者的吸引更强, 且比白色花具有更高的异交率(Sobrevila et al., 1989)。在十字花科中, 植株花色对传粉昆虫影响的报道不多: Stanton等(1986)曾报

道传粉昆虫能严格地区分自交不亲和植物*Raphanus raphanistrum* L.两种颜色的花,表明植物花瓣颜色等信号的进化可能被雄性功能的选择所驱动。Young和Stanton (1990)曾报道*Raphanus sativus* L.的花冠大小、花瓣颜色和花药大小存在变异,并认为其花冠大小与花粉的迁移有关,花大小的选择可能是通过雄性生殖成功的变异来实现的。此外, Preston (1986)在对66种十字花科植物的花粉量进行统计时,发现有16种植物的长、短雄蕊花粉量存在显著差异,不同位置排列的雄蕊可以产生不同数量的花粉。

异果芥中不仅存在紫红色和白色两种可稳定遗传的花色,而且其花部数量特征也存在如下多样性:一是两种花色植株间花序上部花在长雄蕊花药长以及下部花在花瓣长和花柱长上存在极显著差异;二是两种花色植株内形成异形果实的花序上、下部花之间在外轮萼片长、花瓣长、长雄蕊花丝长、短雄蕊花药长、子房长、花柱长上均存在极显著差异,均是上部花的比下部花的长(表2)。此外上部花的单花花粉量、胚珠数也比下部花的多且差异显著;同一朵花内长、短雄蕊间在花粉数量上也存在较大的差异(表3),表明异果芥花序中发育成两种不同形态果实的花在其数量特征上也存在显著差异。不同花色植株对传粉者的吸引程度也略有差异(图2)。异果芥两种植株在花的颜色、两种花色植株间以及两种花色植株内花序上、下部花之间在花部数量特征上的差异,在对传粉昆虫的吸引以及在其进化上的意义还有待于进一步探讨。

3.3 性表达特征

Cruden (1977)认为P/O值是两性花植物中表示性比的有效方法,能较好地反映繁育系统的基本类型。当P/O值为2.7–5.4时其繁育系统为闭花受精, P/O值为18.1–39.0时为专性自交, P/O值为31.9–396.0时为兼性自交, P/O值为244.7–2588.0时为兼性异交, P/O值为2108.0–195525.0时为专性异交,表明随着P/O值的增加,植物的异交水平也会增加。而Preston (1986)认为异体受精较自体受精有更高的P/O值,典型异体受精植物的P/O值大于3500,而典型自体受精植物的P/O值小于1000。此标准可被用来判别其他十字花科植物的繁育系统。异果芥两种花色植株的P/O值均在164–283间,小于1000 (表3),按照Cruden (1977)和Preston (1986)的划分,其交配方式应是以自交为主、异交为辅,属兼性自交繁育系统。此外,套袋试验(表6)、传粉者观察(图2)以及自花传粉花粉萌发及花粉管生长的荧光显微观察也证实了这一点。

自花传粉是被子植物进化的一种普遍趋势(Barrett, 1998),也是植物在恶劣的环境中(传粉者缺乏或不可预测)保证繁殖成功的一种适应机制(Gomez, 2002)。十字花科植物的繁育系统与环境条件密切相关。*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.是一种部分自花传粉、自体受精的植物。其自交率依赖于温度、空气湿度等生态因素,温度在15℃以上、较低的光照强度、多云和多雨的天气导致其独特的自花传粉,而干燥晴朗的天气会使其倾向于异型杂交。在低温(4–10℃)条件下,花期可延长达5倍,但异花受精却减少了(Hurka et al., 1976)。*Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara & Grande是一种兼性异交植物,在通常情况下是异花传粉,但在缺乏传粉昆虫的情况下进行自花传粉(Cruden & McClain, 1996)。*Brassica napus* L.主要以自花传粉为主,但有1/3的植株异花传粉,其异交率很大程度上也受到环境条件的影响(Becker et al., 1992)。

从异果芥的性表达特征看,较低的P/O值、极低的花粉败育率、花粉活力与柱头可

授期的高度同步性、长短雄蕊花药开裂时与柱头近等高以及花药内向纵裂等特征, 均保证了其在气温较低、传粉昆虫缺乏的准噶尔荒漠早春环境中, 有足够的花粉来进行有效传粉, 且主要通过自交繁殖来达到生殖成功。同时, 其长、短雄蕊花药开裂不同步(短雄蕊的花药开裂滞后于长雄蕊约1 h), 一方面相对延长了有活力花粉在柱头上的存留时间, 将传粉中不利环境所造成的风险在时间上进行了分散; 另一方面, 保证了在柱头具有可授性时期或在最佳可授期进行授粉, 从而增加了该物种在严酷环境中的传粉机会及传粉效率。再者, 花药不同期开裂, 将资源分次利用, 而且花粉可育率较高, 也相对节省了雄性生殖资源的投入。

此外, 其单花开放时间、花药开裂时间、昆虫访花时间等都明显受气温等天气情况的影响。在日温25℃以上的晴朗天气, 其花瓣一般8:00左右展开, 长雄蕊花药开裂时间在8:40–10:00, 1 h后短雄蕊花药开裂, 同时有少数昆虫访花。在气温较低或阴雨天, 单花开放时间会推迟至9:30–11:00, 花药开裂时间亦延迟至11:00–12:00, 且无传粉昆虫。

致谢 美国Kentucky大学植物和土壤科学系的Carol C. Baskin教授和Jerry M. Baskin教授对本文的英文摘要进行了修改, 谨此致谢。

参 考 文 献

- An Z-X (安争夕), Zhou G-L (周桂玲). 1995. *Diptychocarpus* Trautv. In: Mao Z-M (毛祖美) ed. Flora Xinjiangensis (新疆植物志). Ürümqi: Xinjiang Science, Technology and Hygiene Publishing House. 2 (2): 171–172.
- Barrett S C H. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science* 3: 335–341.
- Becker H C, Damgaard C, Karlsson B. 1992. Environmental variation for outcrossing rate in rapeseed (*Brassica napus*). *Theoretical and Applied Genetics* 84: 303–306.
- Bowman J L, Bruggemann H, Lee J-Y, Mummenhoff K. 1999. Evolutionary changes in floral structure within *Lepidium* L. (Brassicaceae). *International Journal of Plant Sciences* 160: 917–929.
- Broadhurst L M, Tan B H. 2001. Floral biology of the Western Australian endemic “yellow bells” *Geleznovia verrucosa* Turcz. (Rutaceae). *Journal of the Royal Society of Western Australia* 84: 83–89.
- Bush N A. 1939. *Diptychocarpus* Trautv. In: Komarov V L ed. Flora of the USSR. Moskva-Leningrad: Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR. (Lavoott R translated. 1970. Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations. 8: 229–230.)
- Cruden R W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding system in flowering plants. *Evolution* 31: 32–46.
- Cruden R W, McClain A M. 1996. Pollination biology and breeding system of *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 123: 173–280.
- Chen J-R (陈家瑞). 1991. Review on the staining methods of plant spore and its application. *Botanical Research (植物学集刊)* 5: 267–276.
- Dafni A. 1992. *Pollination Ecology, a Practical Approach*. New York: Oxford University Press. 1–57.
- Gomez J M. 2002. Self-pollination in *Euphrasia willkommii* Freyn (Scrophulariaceae), an endemic species from the alpine of the Sierra Nevada (Spain). *Plant Systematics and Evolution* 232: 63–71.
- Grant V. 1981. *Plant Speciation*. 2nd ed. New York: Columbia University Press.
- Guo Y-H (郭友好). 1994. Pollination biology and plant evolution. In: Chen J-K (陈家宽), Yang J (杨继) eds. *Plant Evolutionary Biology*. Wuhan: Wuhan University Press. 232–280.
- Hedge A J, Rechinger K H. 1968. *Diptychocarpus* Trautv. In: Rechinger K H ed. *Flora Iranica*. Graz: Akademische Druck-u. Verlagsanstalt 28 (2): 244–245.
- He Y-P (何亚平), Liu J-Q (刘建全). 2003. A review on recent advances in the studies of plant breeding system. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)* 27: 151–163.
- Hurka H, Krauss R, Reiner T, Wohrmann K. 1976. The flowering behaviour of *Capsella bursa-pastoris*

- (Brassicaceae). *Plant Systematics and Evolution* 125: 87–95.
- Jones K N, Reithel J S. 2001. Pollination-mediated selection on a flower color polymorphism in experimental population of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 88: 447–454.
- Mao Z-M (毛祖美), Zhang D-M (张佃民). 1994. The conspectus of ephemeral flora in northern Xinjiang. *Arid Zone Research (干旱区研究)* 11 (3): 1–26.
- Preston R E. 1986. Pollen-ovule ratios in the Cruciferae. *American Journal of Botany* 73: 1732–1740.
- Stanton M L, Snow A A, Handel S N. 1986. Floral evolution: Attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science* 232: 1625–1627.
- Sobrevila C, Wolfe L M, Murcia C. 1989. Flower polymorphism in the beach plant, *Ipomoea imperati* (Vahl.) Grisebach (Convolvulaceae). *Biotropica* 21: 84–88.
- Wyatt R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In: Real L ed. *Pollination Biology*. Orlando: Academic Press. 51–95.
- Wu Z-Y (吴征镒), Lu A-M (路安民), Tang Y-C (汤彦承), Chen Z-D (陈之端), Li D-Z (李德铎). 2003. *The Families and Genera of Angiosperms in China: A Comprehensive Analysis*. Beijing: Science Press. 505–521.
- Young H J, Stanton M L. 1990. Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. *Ecology* 71: 536–547.
- Zhang D-Y (张大勇). 2004. The Evolution of Life-History and Reproductive Ecology of Plants (植物生活史进化和繁殖生态学). Beijing: Science Press. 110–113, 148–160.
- Zhou T-Y (周太炎), Guo R-L (郭荣麟), Lan Y-Z (蓝永珍), Lu L-L (陆莲立). 1987. *Diptychocarpus* Trautv. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志)*. Beijing: Science Press. 33: 351–353.
- Zhou T-Y, Lu L-L, Yang G, Al-Shehbaz I A. 2001. *Diptychocarpus* Trautv. In: Wu Z-Y, Raven P H eds. *Flora of China*. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. 8: 149–150.